CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY
30 JAN 92
FISCHER, E
1925

Ed. Fischer

Mykologische Beiträge

31

Der Wirtswechsel von Sclerotinia Rhododendri nebst Bemerkungen zur Frage der Entstehung der Heteroecie

---

Dem Andenken von H. C. Schellenberg gewidmet

Separatabdruck
aus den Mitteilungen
der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
aus dem Jahre 1925 (Bern 1926)
Heft IV

Buchdruckerei K. J. Wyss Erben, Bern
1925

Ed. Fischer.

Mykologische Beiträge.

(Fortsetzung).[1])

31. Der Wirtswechsel von Sclerotinia Rhododendri, nebst Bemerkungen zur Frage der Entstehung der Heteroecie.

(Mit 4 Textfiguren).

In Heft IV 1894, pag. 1—18 der Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft gaben wir eine Darstellung der Verhältnisse von Sclerotinia Rhododendri, die in den Alpen sehr häufig ihre Sklerotien in den Früchten der Alpenrosen und zwar sowohl von Rhododendron ferrugineum wie hirsutum ausbildet. Unsere damaligen Untersuchungen bezogen sich auf die Beschaffenheit der erkrankten Früchte und den Bau der Sklerotien; ferner konnten Apothecien erzogen und in Objektträgerkulturen aus den Ascosporen die Bildung von Oidien mit den charakteristischen Disjunktoren erzielt werden. Eine Lücke blieb aber in unserer damaligen Untersuchung bestehen: Bei den von Woronin[2]) untersuchten Vaccinieen bewohnenden Sclerotinien werden durch die Ascosporen die in diesem Zeitpunkt eben entfalteten jugendlichen Sprosse der betreffenden Wirtspflanzen infiziert, und auf diesen entwickeln sich Oidienfruktifikationen. Bei der Alpenrose dagegen stehen zur Zeit der Apothecienreife der Sclerotinia Rhododendri jugendliche Triebe nicht zur Verfügung: Auf dem Sigriswilgrat im Berner Oberland hatte ich in einer Höhe von 1800—1900 m ü. M. im Jahre 1893 schon am 13. Mai reife Ascusfrüchte gefunden, während die Entfaltung der neuen Sprosse erst ungefähr zur Blütezeit der Alpenrosen, also etwa einen Monat später eintritt. Analog gestalten sich die Verhältnisse in tiefer gelegenen Gegenden: in Bern keimen, wie wir unten sehen werden, die ausgelegten Sklerotien im Laufe des April, und an den Alpenrosen (Rh. hirsutum) im Alpinum des Botanischen Gartens

[1]) Mykologische Beiträge 1—30, s. diese Mitteilungen aus den Jahren 1915, 1916, 1917, 1918, 1920, 1921, 1923.

[2]) M. Woronin. Ueber die Sclerotienkrankheit der Vaccinieen-Beeren. Mémoires de l'Académie imp. des sciences de St. Pétersburg, VII. Sér., T. XXXVI, No. 6.

daselbst beginnen die Knospen der nichtblühenden Triebe erst Mitte Mai aus den Knospenschuppen hervorzutreten; Ende Mai sind zahlreiche entfaltete junge Blätter, sowie Blütenknospen in verschiedenen Stadien zu bemerken. «Eine Infektion der jungen Blätter durch die Ascosporen» — so schloss ich meinen damaligen Aufsatz — «erscheint demnach ausgeschlossen und ich habe auch trotz wiederholtem Nachsehen niemals eine Andeutung von Chlamydosporen auf den diesjährigen Blättern beobachten können. Eine solche hätte auch — wenn man sich so ausdrücken darf — keinen Sinn, da bei der Alpenrose Blätter und Blüten zu gleicher Zeit sich entfalten. — Direkte Infektion der Narbe durch die Ascosporen, wie sie bei Sclerotinia baccarum vorkommt[1]), ist aus dem oben erwähnten Grunde ebenfalls kaum anzunehmen, es sei denn, dass die am 13. Mai beobachteten Fruchtbecher verfrühte Vorläufer gewesen wären, denen einen ganzen Monat später noch andere gefolgt. — Nach dem, was wir sonst über die Ericaceen-bewohnenden Sclerotinien wissen, wird man endlich auch nicht glauben können, dass die Keimschläuche der Ascosporen in die alten, vorjährigen Blätter eindringen, umsomehr, als ich auf diesen niemals eine Spur von Chlamydosporen bemerkte. Oder sollte am Ende das chlamydosporenbildende Mycel sich auf faulenden Pflanzensubstanzen saprophytisch entwickeln? Zur Stunde lässt sich also nichts Bestimmtes über das weitere Schicksal der Ascosporen in der Natur aussagen . . .».

Einen Anhaltspunkt zur Lösung dieser Frage brachten kurze Zeit darauf die schönen Untersuchungen von Woronin und Nawaschin[2]) über Sclerotinia Ledi, die in Nordeuropa ihre Sklerotien in den Früchten von Ledum palustre bildet. Für diese ergab sich nämlich, dass die Ascosporen nicht direkt wieder junge Triebe von Ledum infizieren, sondern solche von Vaccinium uliginosum. Hier entstehen die Oidien, und erst von diesen aus wird wieder die Narbe von Ledum befallen und in dessen Fruchtknoten das Sklerotium ausgebildet. Es liegt also hier ein Wirtswechsel vor, was Woronin

[1]) A. Grosse (Eine neue Sclerotinia-Art, Sclerotinia Pirolae nov. sp. Annales Mycologici *10*, 1912, (387–388)) nimmt auch für Scl. Pirolae eine direkte Entstehung der Sklerotien aus den auf die Narbe gelangenden Ascosporen an.

[2]) S. Nawaschin, Ueber eine neue Sclerotinia, verglichen mit Sclerotinia Rhododendri Fischer. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft *12*, 1894, (117–119); M. Woronin, Sclerotinia heteroica Wor. et Naw. ibid. (187–188); M. Woronin und S. Nawaschin «Sclerotinia heteroica» Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten *6*, 1896 (129–140, 199–207) Taf. III und IV.

und Nawaschin veranlasste, den von ihnen anfänglich gegebenen Namen in Sclerotinia heteroica umzuändern. Sofort drängte sich nun natürlich der Gedanke auf, dass die Lücke, die bisher in unserer Kenntnis des Entwicklungsganges der Scl. Rhododendri bestand, ebenfalls ihre Erklärung in einem solchen Wirtswechsel finde. Dabei konnte man als Zwischenwirt wieder an Vaccinium uliginosum denken, das ja ein sehr regelmässiger Begleiter der Alpenrose ist. Aber ebenso häufig tritt als solcher Vaccinium Myrtillus auf. Auch dieses konnte daher in Frage kommen. Heute sind wir nun in der Lage, zu zeigen, dass in der Tat Scl. Rhododendri einen Wirtswechsel besitzt und zwar mit Vaccinium Myrtillus als Zwischenwirt. [1])

Die Sklerotien, welche zu diesen Versuchen dienten, waren hauptsächlich am 8. und 9. August 1924 bei Saas-Fee im Wallis gesammelt worden. Sie treten daselbst in den Wäldern am Fuss des Plattje unweit der Häusergruppe Kalbermatten auf Rhododendron ferrugineum in grosser Menge auf. Als Begleitpflanze ist hier sehr viel Vaccinium Myrtillus zugegen, während ich auf grössere Strecken kein Vaccinium uliginosum bemerkte.

Die Ueberwinterung dieser Sklerotien erfolgte in Bern im Freien in offenen Holzkistchen. Ein Teil dieser Sklerotien wurde in und auf Komposterde gebracht und mit Sphagnum bedeckt, ein anderer Teil auf Sand und in die obersten Schichten desselben gelegt.

Am 6. April 1925 fand ich in einem der mit Komposterde beschickten Kistchen einige wenige Apothecien von der Form und Grösse, wie wir sie in unserer früheren Arbeit beschrieben haben. Aber die meisten Sklerotien scheinen hier verfault oder sonstwie zerstört zu sein. [2]) Dagegen zeigten die auf Sand liegenden, als sie am 11. April durchmustert wurden, in Menge junge Apothecien in Form von zylindrischen Zäpfchen, deren oberes Ende meist bereits als kopfige Anschwellung den Anfang der Entstehung des Bechers erkennen lassen. Ein Teil dieser Sklerotien wurde nun mit einer Schicht Sphagnum bedeckt. Am 22. und 23. April zeigten sich die Apothecienanlagen weiter entwickelt; bei mikroskopischer Unter-

[1]) Einen vorläufigen Bericht über diese Versuche brachte ich in der Sitzung der Bernischen Botanischen Gesellschaft vom 8. Juni 1925 und in der Sektion für allgem. Botanik der Versammlung der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft in Aarau am 10. Aug. 1925.

[2]) Da ich in der Zeit vor dem 6. April die Kistchen nicht revidiert habe, so wäre es auch möglich, dass schon vor diesem Zeitpunkt Apothecien gebildet worden wären.

suchung eines derselben konstatierte ich z. T. reife Asci. Im Laufe der folgenden Tage und bis Ende des Monats reiften fortwährend weitere Becherfrüchte heran. In ihrer Formausbildung wiesen diese auf dem Sande entstandenen Apothecien ziemlich auffallende Abweichungen auf gegenüber den früher auf sphagnum-bedeckter Haide-, Torf- oder Komposterde beobachteten: An den Sklerotien, die ich im Jahre 1893 zum Auskeimen gebracht hatte, war in Uebereinstimmung mit Woronins Beschreibung der Vaccinienbewohnenden Sclerotinien und mit den Angaben von Woronin und Nawaschin für Sclerotinia heteroica meist nur ein einziges langgestieltes Apothecium zur vollen Entwicklung gekommen (s. Fig. 1). Auf dem Sande dagegen trug jedes Sklerotium eine grössere Zahl (bis über 10) mehr oder weniger ausgebildete Fruchtbecher (Fig. 2), die aber dafür kleiner sind: auch bei völliger Reife erreichte deren Durchmesser bloss etwa $3^1/_2$ mm. Ausserdem waren viele derselben ganz kurz gestielt. Bei andern war der Stiel etwas länger, aber doch nie so lang wie an den früher beobachteten. Es dürfte sich die Entwicklung des Stiels nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Sphagnumbedeckung und deren Dicke richten. Jedenfalls darf also die Zahl der Apothecien, die Länge ihres Stieles und wohl auch die Ausbildung von Rhizoiden nicht als Speziesmerkmal festgehalten werden.

Fig. 1. Sklerotien mit Fruchtbechern aus den Versuchen vom Jahre 1893. Natürliche Grösse.

Fig. 2. Auf Sand ausgelegte Sklerotien mit Apothecien. Ca. 2 mal vergr.

Die in diesen Kistchenversuchen entstandenen Apothecien wurden nun zur Ausführung von Infektionen verwendet. Als Versuchspflanzen wählte ich Vaccinium Myrtillus und Vaccinium uliginosum. Ausserdem

zog ich — aus einem Grunde, auf den wir unten zurückkommen werden — noch Rhododendron (eine Form vom intermedium-Typus) bei, das zur Beschleunigung der Knospenentfaltung ins Gewächshaus gestellt worden war.

Eine erste Reihe von Versuchen, zu der die auf Komposterde entstandenen Apothecien dienten, wurde am 6. und 11. April ausgeführt auf Vaccinium Myrtillus und Rhododendron. Aber da am 6. April die Knospen noch nicht aufgebrochen waren und am 11. April die Apothecien sich nicht mehr in gutem Zustande befanden, so war von vornherein kaum ein Erfolg zu erwarten. Weitere Versuche wurden dann am 23., 24., 27. und 29. April mit den auf Sand entstandenen Apothecien eingeleitet auf zwei Pflanzen von Vaccinium uliginosum, vier Vaccinium Myrtillus [1]) und drei Rhododendron. Bei allen drei Arten waren jetzt Knospen aufgebrochen und befanden sich in etwas verschiedenen Stadien der Entfaltung. Die Apothecien legte ich in grösserer Zahl in der Weise auf die Versuchspflanzen, dass sie ihre Sporen auf die in Entfaltung begriffenen Knospen auswerfen mussten. Da gleichzeitige Kontrollversuche mit andern Apothecien auf Objektträgern in reichlichem Masse Auswerfen und Keimung der Sporen ergab, so schienen alle Bedingungen für gutes Gelingen dieser Versuche gegeben zu sein. Das Resultat entsprach aber — ich vermag den Grund dafür nicht anzugeben — nicht den Erwartungen. Lange zeigte sich gar kein Erfolg. Erst am 27. Mai, als ich die Hoffnung auf das Gelingen fast aufgegeben hatte, fand ich an dem am 29. April mit Apothecien belegten Vaccinium Myrtillus ein Oidium-befallenes Zweiglein. Seine untersten Blätter waren gebräunt und abgestorben, während die oberen braune Rippen zeigten und sich gegen die Spitze der Spreite hin zu bräunen begannen. Der gebräunte untere Teil der Sprossaxe liess einen weisslichen Ueberzug erkennen, der sich bei mikroskopischer Untersuchung als typisches Sclerotinia-Oidium herausstellte. Bei Vaccinium uliginosum sah ich im Verlaufe der Versuchsdauer zwar schmutzigbraune Blattfleckchen, Bräunung der Blattnerven, Welken und Absterben von Trieben auftreten, konnte aber kein Oidium, sondern nur andere Schimmel bemerken. Schliesslich starben die ohnehin schwachen Pflanzen ganz ab. An den Alpenrosen blieben die jungen Triebe ganz gesund oder zeigten höchstens an einzelnen Blättern winzige rotbraune Fleckchen.

[1]) Eines derselben war das schon am 11. April verwendete.

Unter den zahlreichen mit Apothecien belegten jungen Trieben der Versuchspflanzen nur an einem einzigen ein Resultat der Infektion konstatiert zu haben, das ist nun allerdings ein schwacher Erfolg, aber es ist das doch ein positives Ergebnis und als solches beweisend: die charakteristische Beschaffenheit der dabei erhaltenen Oidien (s. Fig. 3*a* und 3*b*), insbesondere das Vorhandensein der von Woronin

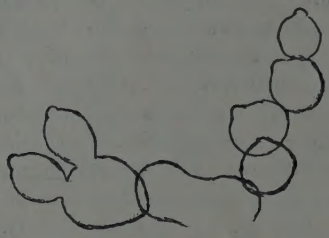

Fig. 3a. Sporenkette mit Basalzellen von dem durch Infektion auf Vaccinium Myrtillus erhaltenen Oidium, nach einem in Milchsäure erwärmten Präparat. Vergrösserung 720.

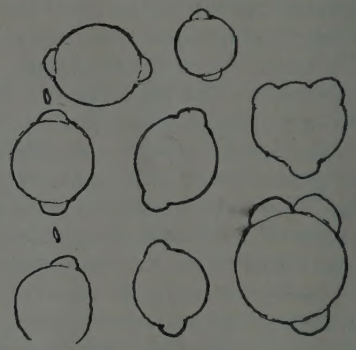

Fig. 3b.

Fig. 3b. Einzelne Sporen desselben Oidiums, links mit Disjunktoren, rechts solche, die wohl an einer Gabelungsstelle standen. Nach einem Präparat von frischen Sporen. Vergr. 1300.

beschriebenen Disjunctoren zeigt, dass kein anderer Pilz in Frage kommen kann, als eine Sclerotinia. Nun könnte man allerdings auch an eine Fremdinfektion durch die auf Vaccinium Myrtillus lebende autoecische Sclerotinia baccarum denken. Eine solche ist aber schon aus dem Grunde mehr als unwahrscheinlich, weil nicht anzunehmen ist, dass in den paar Töpfen, in denen wir unsere Versuchspflanzen kultivierten, ein Sklerotium dieses Pilzes zufällig hineingelangt sei. Ganz ausgeschlossen wird diese Eventualität aber durch die Dimensionen der Oidium-Sporen. Woronin teilt zwar leider für die Oidium-Sporen der Sclerotinia baccarum die Masse nicht mit, aber an der Hand seiner Figuren und Vergrösserungsangaben lassen sich dieselben approximativ feststellen: Für die Länge sind es zirka 19—23 μ und fast ebensoviel beträgt der Durchmesser. Demgegenüber zeigten die in unserem Versuche entstandenen Sporen meist nur eine Länge von 10—14 μ und einen Durchmesser von 8–9 μ, was auch ungefähr den Massen entspricht, die ich bei meiner früheren Untersuchung für die auf Objektträger in Nährlösung er-

haltenen Sporen (Fig. 4) festgestellt hatte (12—15 μ : 10—11 μ). Selten sind die Masse grösser (z. B. Längen von 15 und 17 μ und Durchmesser von 10 und 13 μ); namentlich trifft das für die Basalzellen der Sporenketten zu. Das in unserem Versuche auf Vaccinium Myrtillus entstandene Oidium ist somit von demjenigen der Sclerotinia baccarum verschieden.

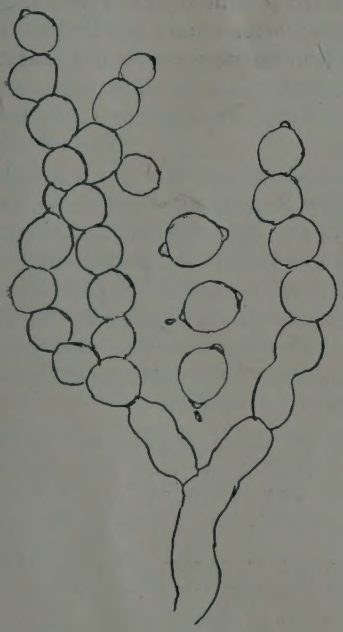

Fig. 4. Sporenketten und einzelne Sporen eines im Jahre 1893 in Nährlösung erhaltenen Oidiums. Vergrösserung 720. Man beachte die Uebereinstimmung mit dem in Fig. 3a bei der nämlichen Vergrösserung dargestellten Oidium von Vaccin. Myrtillus.

Dass es sich wirklich um das zu Sclerotinia Rhododendri gehörige Oidium handelt, geht aber endlich auch mit Sicherheit hervor aus einem von uns ausgeführten Rückinfektionsversuche auf Alpenrosen: Das oidiumbefallene Zweiglein von Vaccinium Myrtillus fiel bei der Untersuchung ab und wurde dann vom 27. Mai bis 1. Juni unter Glasglocke feucht gehalten. Um diese Zeit waren im Alpinum des Botanischen Gartens in Bern eine Anzahl von Blütenständen von Rhododendron hirsutum aufgeblüht. Nun strich ich am 1. Juni jenes Zweiglein an den Narben einiger Blüten von drei Blütenständen ab und steckte ausserdem ein Fragment desselben in eine Blüte hinein. Die betreffenden Blütenstände wurden markiert und am 26. Juni einer Revision unterworfen. Es waren jetzt jüngere Früchte da. Die Untersuchung derselben ergab:

Fruchtstand 1: 6 Früchte, davon zwei Sklerotium-befallen. Diese sind äusserlich betrachtet etwas grösser als die gesunden und mehr bräunlich gefärbt. Quer durchschnitten lassen sie das charakteristische Bild der reifen Sklerotien erkennen. Von den übrigen vier Früchten sind drei normal, auf dem Querschnitt grün, eine vierte, ebenfalls unbefallen, ist verkümmert.

Fruchtstand 2: 10 Früchte, davon eine Sklerotium-befallen. Diese ist grösser, besonders auch dicker als die übrigen, gesunden. Das Sklerotium scheint etwas weniger weit entwickelt zu sein als die des Fruchtstandes 1. Es scheint erst den Hohlraum der Fruchtfächer auszufüllen und, wie ich bei späterer Untersuchung des Präparates feststellte, es sind seine Hyphen an der Peripherie gegen die Fruchtwand und die Placenten hin mehr oder weniger deutlich palissadenförmig angeordnet. Die Placenten sind noch nicht geschrumpft, wohl aber die Samenanlagen.

Fruchtstand 3: 10 Früchte, sämtlich unbefallen. Zur Kontrolle wurden aus der Umgebung dieser drei Fruchtstände am 9., 10. und 21. Juli noch 20 weitere beliebig herausgegriffen und durchuntersucht. In keinem derselben fand ich eine sklerotiumbefallene Frucht. Da es zudem äusserst unwahrscheinlich, ja geradezu ausgeschlossen ist, dass jemals früher Sclerotinia Rhododendri im Alpinum des Berner Botanischen Gartens aufgetreten ist, so besteht kein Zweifel darüber, dass die in den drei Früchten gefundenen Sklerotien wirklich von unserer am 1. Juni ausgeführten Infektion herrühren.

Aus unsern Versuchen und Beobachtungen geht also mit Sicherheit hervor, dass Sclerotinia Rhododendri auf Vaccinium Myrtillus übergehen und hier ihr Oidium ausbilden kann. Sie zeigt also ein Verhalten analog dem der Sclerotinia heteroica. Nun hatten Woronin und Nawaschin (l. c.) die Vermutung ausgesprochen, es könnte Sclerotinia Rhododendri mit Scl. heteroica identisch sein. Wenn das der Fall wäre, so müssten beide Pilze sowohl Vaccinium uliginosum wie auch Vaccinium Myrtillus infizieren können. Aber unseres Wissens haben Woronin und Nawaschin keine Versuche mit Vaccinium Myrtillus ausgeführt. In meinen Versuchen sah ich zwar auf Vaccinium uliginosum kein Oidium auftreten, aber das beweist nicht dessen Unempfänglichkeit, da ja auch das empfängliche V. Myrtillus nur einen ganz spärlichen Erfolg zeigte. Was sich aber aus dem biologischen Verhalten nicht feststellen liess, das ergibt der Vergleich der Grössenverhältnisse der Oidiumsporen: diejenigen von Sclerotinia heteroica betragen nämlich nach Woronin und Nawaschin 17—22: 10—17 μ, sind also grösser als die der Scl. Rhododendri. Es kann daher von einer Identifikation der beiden Arten nicht die Rede sein.

Da wir zu unsern Versuchen Sklerotien von Rhododendron ferrugineum verwendet haben und mit den erhaltenen Oidien Früchte

von Rh. hirsutum infizieren konnten, so ergibt sich das fernere Resultat, dass die auf beiden Alpenrosen auftretenden Sclerotinien nicht als biologische Arten auseinanderzuhalten sind.

Es bietet nun ein besonderes Interesse, den Wirtswechsel der Sclerotinien mit entsprechenden Erscheinungen bei andern Pilzen zu vergleichen. Dabei kommen zunächst die für die Frage der Entstehung der Heteroecie überaus wichtigen Feststellungen in Betracht, die R. Stäger[1]) für gewisse Formen der Claviceps purpurea gemacht hat. Er fand hier eine biologische Art, die auf Milium effusum und auf Brachypodium silvaticum lebt. Diese beiden Pflanzen haben eine ungleiche Blütezeit: für erstere fällt diese auf den Monat Mai, für letztere auf den Juli. Lässt man nun ein auf Brachypodium entstandenes Sklerotium keimen, so reifen die Ascosporen in seinen Perithecien im Mai. Um diese Zeit steckt aber die unaufgeblühte Rispe von Brachypodium noch tief in der Blattscheide; eine Infektion dieses Grases ist also nicht möglich. Dafür aber steht Milium blühend zur Verfügung. Auf diesem fassen die Ascosporen leicht Boden und wochenlang werden hier Conidien produziert. Inzwischen blüht nun auch Brachypodium silvaticum auf, und von Milium aus kann jetzt dieses Gras durch die Conidien infiziert werden. Wir haben es also hier offenbar mit einem Falle von Plurivorie zu tun, der wegen ungleichem Zeitpunkt der Empfänglichkeit der beiden Wirte zum Wirtswechsel geführt hat. Der Grund für den Nichtbefall von Brachypodium durch die Ascosporen liegt jedenfalls nicht in der Unempfänglichkeit dieses Grases für diese Sporenform, sondern lediglich darin, dass die empfänglichen Organe im Zeitpunkte der Ascosporenreife unentwickelt und mechanissh geschützt sind. Nun gehört es aber zum Wesen einer typischen Heteroecie, dass sie nicht bloss in einer succesiven Besiedelung von zwei verschiedenen Nährpflanzen besteht, sondern zugleich auch in einer Spezialisation verschiedener Entwicklungsabschnitte des Parasiten auf diesen zwei Wirten. Das findet sich nun bei dieser Claviceps ebenfalls bereits angedeutet, indem das Sklerotium sich auf beiden Gramineen nicht gleich leicht ausbildet: während nämlich Honigtau sowohl auf Milium wie auf Brachypodium reichlich gebildet wird, kamen auf Milium effusum Sklerotien entweder gar nicht oder nur zu rudimentärer Entwick-

[1]) R. Stäger. Weitere Beiträge zur Biologie des Mutterkorns. Zentralblatt f. Bakteriologie etc. II. Abt. *14* 1905 (25–32).

lung; nur ganz selten gelangten solche zu normaler Ausbildung, während sie auf Brachypodium stets reichlich und normal auftreten. — Aehnliche, aber nicht ganz so ausgeprägte Verhältnisse dürften übrigens auch bei der sehr multivoren Claviceps purpurea des Roggens vorliegen: Die Blütezeit des Roggens fällt bei uns wohl für gewöhnlich auf einen späteren Zeitpunkt als die Ascosporenreife des Pilzes, so dass wahrscheinlich auch hier andere Gräser als Zwischenwirte dienen müssen. Als solcher kommt in erster Linie Anthoxanthum odoratum in Frage, das Stäger[1]) sehr leicht mit den aus Roggen-Sklerotien hervorgegangenen Ascosporen infizieren konnte. Aber auch hier gelangen die Sklerotien meist nur zu unvollkommener Entwicklung[2]). Man hat es somit in diesem Falle wiederum mit einer Multivorie zu tun, die durch etwas ausgeprägtere Spezialisation des einen Entwicklungsabschnittes (der Sklerotien) auf einem der Wirte die Form der Heteroecie annimmt.

Stäger hat nun bereits darauf hingewiesen, dass die Verhältnisse der Claviceps auf Brachypodium und Lolium das Anfangsstadium der Heteroecie darstellt, welche in ausgesprochenerer Form bei Sclerotinia Ledi auftritt. In der Tat dürfte sich auch der Wirtswechsel der Sclerotinien aus einer Plurivorie[3]) ableiten lassen, und die Frage, die mich bei meinen Versuchen leitete, war die, ob Sclerotinia Rhododendri nicht die Fähigkeit besitze, unter geeigneten Umständen ihr Oidium auch auf der Alpenrose zu bilden. Schon anlässlich einer Besprechung der ersten Mitteilungen von Woronin und Nawaschin über Sclerotinia heteroica hatte ich[4]) den Gedanken geäussert, «dass bei den Sclerotinien der Wirtswechsel nicht ein obligater, sondern gewissermassen mehr nur ein zufälliger ist: weil Ledum (resp. die Alpenrose) im Momente der Ascosporenreife gerade nicht zur Verfügung steht, so gelangt der Pilz, da sein chlamydosporenbildendes Mycel[5])

[1]) R. Stäger. Infektionsversuche mit Gramineenbewohnenden Clavicepsarten. Botanische Zeitung 1903 (111—158).

[2]) Allerdings fand Stäger (s. Neuer Beitrag zur Biologie des Mutterkorns. Centralblatt f. Bakteriologie etc. II. Abt. *17* 1906 [773—784]) in den Alpen später eine Claviceps purpurea, die auch auf Anthoxanthum reichlich Sklerotien bildete.

[3]) Diese Formulierung verdanke ich einem Diskussionsvotum des Herrn Dr. S. Blumer in der bernischen botanischen Gesellschaft anlässlich meines Vortrages über meine Versuche mit Sclerotinia Rhododendri.

[4]) Botanische Zeitung 1894 II. Abt. (331—332).

[5]) Der Ausdruck Chlamydosporen ist gleichbedeutend mit dem von uns gebrauchten Ausdruck Oidium-Sporen.

nicht streng an eine Spezies gebunden ist, auf der nächst verwandten gerade verfügbaren Pflanze zur Entwicklung». Dem hielten dann Woronin und Nawaschin in ihrer ausführlichen Arbeit in der Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten entgegen, dass die Chlamydosporen der Sclerotinia heteroica nur auf Vaccinium uliginosum, nicht aber auf den übrigen daneben wachsenden Vacciniumarten vorkommen, dass also in bezug auf den Wirt derselben eine strenge Auswahl vorliege. Wir erwiderten darauf[1]), dass eine endgültige Widerlegung der von uns ausgesprochenen Ansicht erst gegeben sein würde durch den Nachweis, dass die Keimschläuche der Ascosporen von Sclerotinia heteroica sich in den Ledumblättern nicht zu entwickeln vermögen; es sei das freilich ein Versuch, dessen Ausführung auf Schwierigkeiten stösst, da es vielleicht nicht möglich sei, Ledumblätter zur Zeit der Ascosporenreife in geeignetem Entwicklungszustande zur Verfügung zu haben. Dies war der Grund, weshalb ich nun bei meinen Versuchen mit Ascosporen der Sclerotinia Rhododendri neben Vaccinien auch Rhododendronpflanzen bezog, die durch einen Aufenthalt im Gewächshaus schon Ende April zur Entfaltung ihrer Knospen gebracht worden waren. Die Infektion dieser jungen Triebe und Blätter gelang nun, wie wir gesehen haben, nicht. Aber da ja auch auf dem empfänglichen Vaccinium Myrtillus der Erfolg ein äusserst spärlicher war, so lässt sich nicht entscheiden, ob dieses negative Ergebnis auf der Alpenrose auf Unempfänglichkeit derselben oder auf einem sonstigen zufälligen Umstande beruht. Sollte ersteres der Fall sein, so würde dies zum Schlusse führen, dass hier im Gegensatz zu Claviceps der Wirtswechsel durch die in der Natur gegebenen Verhältnisse bereits fixiert ist. — Für das Sklerotium-Stadium jedenfalls dürfte diese Spezialisation auf der Alpenrose schon vollzogen sein: Eine Infektion der Blüten von Vaccinium Myrtillus durch die Oidium-Sporen ist allerdings in der Alpenregion nicht absolut ausgeschlossen, da man zur Zeit der Alpenrosenblüte neben ziemlich grossen Früchten hier gelegentlich noch Vacciniumblüten findet[2]). Aber es ist mir fraglich, ob diese Nachzügler noch regelmässig Früchte ansetzen, und vor allem ergaben Versuche von Woronin und Nawaschin (l. c.), dass die Oidiumsporen

[1]) Botanische Zeitung 1897, II. Abt. (28–30).

[2]) In der Gegend von Bern wäre eine solche Infektion ausgeschlossen, da die Heidelbeere hier schon im April blüht, während in meinen Versuchen die Oidienbildung erst Ende Mai eintrat und auch die Alpenrosen des Alpinum im Botanischen Garten erst um diese Zeit zu blühen begannen.

der Sclerotinia heteroica auf der Narbe von Vaccinium uliginosum zwar keimen, es aber im Fruchtknoten nie zur Sklerotiumbildung bringen. — Für die Annahme, es sei die Wirtswahl der beiden Entwicklungsabschnitte ganz fixiert, spricht auch der weitere Umstand, dass andere Fruchtknoten-bewohnende Sclerotinien ebenfalls eine sehr enge Spezialisation aufweisen. Es geht das aus einer von H. C. Schellenberg[1]), kurze Zeit vor seinem Hinscheide an der Zermatter Jahresversammlung der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft vorgelegten Mitteilung hervor, nach welcher Sclerotinia Aucupariae, Ariae, Mespili, Crataegi, Cydoniae sowohl in ihren Sklerotien wie auch in ihren Oidien streng auf ihre Wirte beschränkt sind. Leider ist es Schellenberg nicht mehr vergönnt gewesen, die ausführliche Darstellung seiner interessanten Versuche und Ergebnisse zu veröffentlichen.

Es liegt nun sehr nahe, auch die absolut scharf fixierte Heteroecie der Uredineen als eine noch höhere Stufe hier anzuschliessen[2]) und auch für ihre Entstehung die gleiche Erklärung zu Grunde zu legen. Dabei muss aber doch im Auge behalten werden, dass der Wirtswechsel der Uredineen noch in folgenden zwei Punkten von dem der Claviceps und der Sclerotinien abweicht:

1. Die heteroecische Entwicklung der Uredineen verteilt sich stets in der Weise, dass auf dem einen Wirte der Haplont (Aecidienbildendes Mycel) und auf dem andern der hier selbständige Diplont (Uredo- und Teleutosporen-bildendes Mycel) sich ausbildet, während bei jenen Ascomyceten, deren Diplont (ascogene Hyphen) ja nicht selbständig ist, die beiden Wirte von verschiedenen Stadien des Haplonten (Oidienbildendes Mycel und Sklerotium) besiedelt werden.

2. Die beiden Wirte der heteroecischen Uredineen stehen zueinander meist nicht in näherer Verwandtschaft. Nur in seltenen Fällen gehören sie zwei Familien an, die nach heutiger Auffassung einander nahe stehen (so Ochropsora Sorbi und Puccinia Pruni spinosae, deren Wirtswechsel sich auf Ranunculaceen und Rosaceen abspielt).

Will man also für die Entstehung der Uredineen-Heteroecie, wie ich es seinerzeit auf andere Erwägungen gestützt getan habe[3]),

---

[1]) H. C. Schellenberg, Infektionsversuche mit Vertretern der Gattung Sclerotinia. Verhandl. der Schweiz. Naturf. Gesellschaft 1923 (Jahresversammlung in Zermatt) II. (161—162).

[2]) s. R. Stäger, Centralblatt f. Bakt. II. Ab., 14 1905, p. 32.

[3]) Ed. Fischer. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Band I, Heft 1, 1898, p. 115.

von einer Pleophagie ausgehen, bei der sich die beiden Abschnitte auf verschiedene unter den ursprünglichen Wirten spezialisiert hätten, so müsste diese Pleophagie eine viel umfassendere gewesen sein als bei Claviceps und den Sclerotinien. Beispiele für eine solche umfassende Multivorie kennen wir nun zwar bei Cronartium asclepiadeum, Puccinia Isiacae und subnitens, sowie bei gewissen Coleosporien, aber sie erstrecken sich nur auf einen der beiden Abschnitte von heteroecischen Formen, während man, wie schon Klebahn[1]) und Dietel[2]) hervorgehoben haben, keine autoecische Art kennt, bei der beide Generationen die nämlichen Vertreter von Familien weit entfernter Verwandtschaft befallen. Dietel (der zwar dieser Hypothese nicht zustimmt) macht l. c. aber darauf aufmerksam, dass es immerhin eine Gruppe nahe verwandter Uredineen gibt, die als Ganzes genommen diesem letzteren Postulate entspricht. Diese Gruppe wird gebildet von Puccinia albescens, die ihr Aecidio- und Teleutosporenmycel auf Adoxa bildet und Puccinia Komarovii, die autoecisch auf Impatiens parviflora und amphorata lebt. Wenn man nun diese zwei Arten auf eine Stammform zurückführen könnte, die sowohl Adoxa wie auch Impatiensarten autoecisch besiedelte, so liesse sich aus dieser die heteroecische Puccinia argentata ableiten unter der Annahme, es habe sich ihr Haplont auf Adoxa und ihr Diplont auf Impatiens (allerdings handelt es sich hier um I. noli tangere) spezialisiert. Mordvilko[3]) führt als weiteres derartiges Beispiel die Papilionaceen- und Euphorbiaceen-bewohnenden autoecischen und heteroecischen Uromycesarten an; allerdings muss hier bemerkt werden, dass die in Frage kommenden Arten in der Beschaffenheit ihrer Sporen nicht ganz übereinstimmen, indem die einen eine glatte, die andere eine skulptierte Membran haben. Es ist aber trotz dieser Fälle ohne weiteres zuzugeben, dass eine solche Vorstellung von der Entstehung der Heteroecie durch Spezialisation der beiden Abschnitte multivor autoecischer Formen für die Uredineen auf grössere Schwierigkeiten stösst als für Claviceps und die Sclerotinien.

Ich wurde damals zu dieser Auffassung geführt durch die Tatsache, dass auf den Nährpflanzen der Aecidiengeneration bestimmter heteroecischer Arten auch Leptoformen vorkommen, deren Teleutosporen mit denen der betreffenden heteroecischen Art annähernd oder völlig übereinstimmen.

[1]) H. Klebahn, Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin 1904 p. 171.

[2]) P. Dietel, Ueber die wirtswechselnden Rostpilze. Centralblatt für Bakteriologie etc. II. Abt. *48* 1918 (470—500).

[3]) A. Mordvilko, On the origin of heteroecy in the rust fungi (Uredinales). Comptes-Rendus de l'Académie des sciences de Russie. 30 Avril 1924.

Man kann sich daher nicht wundern, dass von Seiten verschiedener Autoren, wie Klebahn, Dietel und anderen, abweichende Theorien aufgestellt worden sind. Diese leiten die heteroecischen Uredineen von den autoecischen ab durch Uebergang eines der beiden Entwicklungsabschnitte auf einen neuen Wirt Bei dieser Auffassung, deren eingehendere Erörterung über den Rahmen dieser Untersuchung hinausführen würde[1]), wäre dann aber die Heteroecie der Uredineen von derjenigen der Sclerotinien und Claviceps grundsätzlich verschieden.

Jedenfalls ist bei den Uredineen noch heute das Problem der Heteroecie weit von der definitiven Lösung entfernt.

---

[1]) Wir verweisen hiefür auf die bereits zitierten Stellen bei Klebahn und Dietel.